

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ТИХООКЕАНСКОЙ ПРОВИНЦИИ

С. М. Коновалов

Отдел биологии моря Дальневосточного филиала СО АН СССР, Владивосток

Тихоокеанская провинция в недавнем геологическом прошлом претерпела воздействие как трансгрессий, так и материковых оледенений, которые отразились на ихтиофауне и паразитофауне рыб этого района. Большинство типично пресноводных рыб вымерло и сохранилось лишь несколько видов. В связи с этим паразитофауна рыб Тихоокеанской провинции заметно обеднена и в ней преобладают широко распространенные виды, которые, очевидно, были по большей части занесены сюда проходными рыбами.

Расселение пресноводных паразитов рыб, так же как и расселение их хозяев, может происходить двумя путями: непосредственно из одного пресноводного бассейна в другой, например, через верховья рек, и через опресненные участки морей. Для зоогеографического анализа очень важно знать значение каждого из этих путей в формировании фауны, поскольку только типично пресноводные рыбы и их паразиты наиболее полно отражают историю континентальных водоемов. Это объясняется тем, что морская вода служит серьезным препятствием к расселению типично пресноводных организмов, поэтому именно они могут наиболее полно характеризовать историю расселения пресноводных форм по континентам. Следовательно, отношение рыбы к солености можно считать одним из самых важных обстоятельств, которое необходимо учитывать при рассмотрении данного вопроса.

Границы Тихоокеанской провинции Циркумполярной подобласти (Берг, 1949; Шульман, 1958) в основном морские, в связи с чем она изобилует проходными видами рыб. Так как последние не имеют своих специфичных пресноводных паразитов, они во время пребывания в реках и озерах заражаются паразитами местных пресноводных рыб, в первую очередь родственных им видов. С другой стороны, сами проходные рыбы могут стать переносчиками пресноводных паразитов из одного водоема в другой. Поэтому вопрос об отдельном анализе паразитофауны типично пресноводных, солевыносливых (Дарлингтон, 1966) и проходных рыб для этой провинции приобретает еще большую актуальность.

В Тихоокеанской провинции обитает 5 типично пресноводных видов рыб: камчатский хариус, щука, чукучан, даллия и голянь. Как и в других северных районах Голарктики, здесь в большом числе представлены виды, которые живут в пресных водах, но выдерживают значительную соленость и, следовательно, могут использовать эстуарии для своего расселения: лососевые — микижа, озерный голец, речная кунджа, валец, востряк, чир и рыбы других семейств — девятиглая и трехглая колюшки и налим. Более или менее длительное время проводят в море виды третьей группы: все представители рода *Oncorhynchus*, проходной голец, проходная кунджа и другие.

Наибольшую ценность для зоогеографического анализа континентальных водоемов представляют паразиты первой группы — типично пресно-

водных рыб, второе место по значимости занимает пресноводная группа соленоводных рыб, и почти никакой ценности для анализа истории формирования фауны континентальных водоемов не представляет третья группа.

Первую попытку классификации паразитов рыб по их отношению к солености сделал Хейтц (Heitz, 1918). Он разделял паразитов на четыре группы: 1) морские, встречающиеся только в море; 2) озерные, встречающиеся только в пресных водах; 3) встречающиеся чаще в море, чем в пресных водах, и 4) обнаруживаемые чаще в пресных водах, чем в морях. Основное внимание при этом обращалось на место находки паразита. Между тем от того, что пресноводный паразит может быть обнаружен в море в проходной рыбе, он не перестает быть пресноводным. Точно также возможен занос морских паразитов в пресные водоемы, но поскольку они при этом не приобретают возможности развиваться в пресных водах, мы должны продолжать считать их морскими. Только знание места заражения рыбы данным паразитом может показать, в водоеме какого типа происходит его развитие. Поэтому Бауер и Шульман (1948) предложили иную классификацию, в основу которой положено место заражения рыбы паразитом. Они различают три группы паразитов: пресноводную, эстуарную и морскую. Для зоогеографического анализа континентальных водоемов можно использовать, по-видимому, только пресноводных паразитов. Однако следует учесть, что не все пресноводные паразиты узко специфичны, поэтому они могут встречаться как у типично пресноводных, так и у проходных рыб. Поскольку организм хозяина в какой-то мере предохраняет живущего в нем паразита от воздействия внешней среды, некоторые из них могут продолжительное время выдерживать пребывание хозяина в море и, следовательно, расселяться проходными рыбами. Особенно это относится к полостным и тканевым паразитам. Поэтому при зоогеографическом анализе нужно очень осторожно относиться к пресноводным паразитам, которые могут жить в проходных рыбах.

Из типично пресноводных рыб камчатский хариус *Thymallus arcticus grubei* n. *mertensi* Valenciennes — один из самых многочисленных видов пресноводных рыб в реках Чукотки и севера Камчатки, вплоть до р. Камчатки. О его происхождении и истории расселения почти ничего не известно. Судя по систематическому положению, он наиболее близок к амурскому хариусу. Однако Линдберг (1955) говорит о большой близости его к хариусу американского побережья — *Th. signifer*. В связи с этим представляет большой зоогеографический интерес сравнить паразитофауну этих различных форм хариуса. К сожалению, нам удалось сравнить паразитофауну камчатского хариуса лишь с паразитофауной амурского — *Th. arcticus grubei* и восточно-сибирского *Th. arcticus pallasi*.

При сравнении паразитофауны камчатского и амурского хариусов оказалось очень мало общих паразитов: *Tetraonchus borealis* и *Protecephalus thymalli* — широко распространены и встречаются во многих районах Палеарктики.¹ Паразитов общих только Амуру и Тихоокеанской провинции не оказалось. Более того, у амурского хариуса в мочеточниках и мочевых каналах обнаружен слизистый споровик *Myxidium ventricosum*, а у камчатского — *M. noblei*. Эти виды настолько хорошо различаются, что трудно говорить о недавней их дивергенции от общего предка. У камчатского хариуса обнаружена богатая фауна слизистых споровиков (*Myxidium noblei*, *M. gracilis*, *Chloromyxum tuberculatum*,

¹ Несколько паразитов хариуса, по-видимому, широко распространены, хотя в настоящее время их ареал носит прерывистый характер. Так, слизистый споровик *Myxobolus neurobius* описан в Европе и зарегистрирован Титовой (1965) в Сибири, нами — во всех исследованных водоемах Тихоокеанской провинции, а Ясутаке и Вудом (Yasutake a. Wood, 1957) под названием *M. kisutchi* — в Америке. По всей вероятности, это широко распространенный паразит не только хариусовых, но и лососевых рыб. Интересна находка на камчатском хариусе моногенетического сосальщика *Gyrodactylus thymalli*, который пока отмечен только для обыкновенного хариуса в Чехословакии (Zitnan, 1960).

Myxobolus thymalli, *M. neurobius*), а у амурского хариуса они не были встречены. Все эти факты позволяют говорить о длительной изоляции амурского и камчатского хариусов.

Гораздо больше сходства в паразитофауне камчатского хариуса с сибирским и восточно-сибирским. У этих трех форм отмечены такие общие паразиты, как *Hexamita salmonis*, *Tetraonchus borealis*, *Phyllodistomum conostomum*, *Salmincola thymalli* и другие. Тем не менее и в их паразитофауне имеются значительные различия, которые позволяют считать, что камчатский хариус уже длительное время изолирован от восточно-сибирского. Так, у обычного, байкальского, сибирского и восточно-сибирского хариусов в желчном пузыре паразитирует слизистый споровик — *Chloromyxum thymalli*, у камчатского хариуса он замещен другим видом этого рода — *Ch. tuberculatum*. На наш взгляд, это самое существенное различие. Почти все остальные виды слизистых споровиков камчатского хариуса (*Myxidium noblei*, *M. gracilis*, *Myxobolus thymalli*) не отмечены у европейских и сибирских хариусов.

Таким образом, имеющиеся материалы не позволяют установить происхождение камчатского хариуса непосредственно ни от амурского, ни от восточно-сибирского. Длительная изоляция камчатского хариуса подтверждается наличием у него автохтонных видов паразитов. Линдберг (1955) считает, что камчатский хариус более близок в филогенетическом отношении к американскому, что становится вероятным, если учесть, что в верхне-третичное время многие континентальные водоемы Камчатки и Чукотки принадлежали бассейну Палеоюкона. Мы не располагаем данными по паразитофауне американского хариуса *Th. signifer*, однако отсутствие заметного сходства в паразитофауне восточно-сибирского и амурского хариусов с камчатским и наличие у последнего самобытных видов, косвенным образом свидетельствует больше в пользу точки зрения Линдберга.

Щука — другой, очевидно, сравнительно древний поселенец этой провинции. Род *Esox* возник в Европе, так как самый древний представитель *Palaeoesox* известен в эоцене Европы. При расселении древних щук сформировались один широко распространенный вид — *Esox lucius* L. и ряд — с менее широким ареалом: один на Амуре (*Esox reicherti*) и четыре в Северной Америке. *Esox lucius* довольно многочислен на Чукотке, в частности, в р. Пенжине. Ранее (Коновалов, 1967) мы уже останавливались на причинах, вызвавших сильное обеднение паразитофауны половозрелой щуки. Здесь только стоит напомнить, что основной причиной сильного обеднения паразитофауны служит не только обитание половозрелой щуки в переходной зоне между Палеарктикой и Неарктикой на границе своего ареала, но и ряд исторических факторов. Мощные трансгрессии в послетретичное время вынуждали щуку отступать в верховья рек, где она потеряла ряд своих специфичных паразитов, приспособленных к жизни в низовьях рек, например миксоспоридий с медленными опускающимися спорами, которые не попадали в рыб, а сносились течением в море.

До последнего времени оставалось невыясненным, пережила ли щука в Тихоокеанской провинции трансгрессии океана или погибла в период подъема уровня океана и затем вновь проникла через верховья рек. То, что у молоди щуки обнаружено много паразитов, специфичных для других рыб, которые обитали здесь в верхне-третичное время, говорит в пользу переживания щуки во время трансгрессий и регрессий океана в некоторых реках Тихоокеанской провинции. Кроме того, многие паразиты молоди щуки р. Пенжины в других водоемах специфичны для некоторых других родов и семейств рыб. Поэтому их находки в Тихоокеанской провинции указывают на обитание в недавнем геологическом прошлом представителей этих родов и семейств. Так, у молоди щуки обнаружены карповые паразиты — *Myxidium macrocapsulare*, *Myxosoma dujardini*, *Myxobolus musculi*, *Trichodina nigra*, *Gyrodactylus decorus* и т. д. *G. decorus*, описанный с *Rutilus rutilus* (Malmberg, 1956), был найден,

кроме того, на *Alburnus alburnus* и *Scardinius erythrophthalmus* (Ergens, 1959). Из этих видов только плотва обитает в настоящее время во многих континентальных водоемах Сибири, тогда как два других вида по палеонтологическим данным вымерли здесь в конце плиоцена—начале плейстоцена (Цепкин, 1967). В связи с этим можно предположить, что именно представитель рода *Rutilus* или другого близкого рода жил в р. Пенжине и других реках Тихоокеанской провинции и после своей гибели в период трансгрессий его паразиты перешли на молодь щуки. Другой паразит — *G. cernuae* специфичен для окуней рода *Perca*. Световидов и Дорофеева (1963) на основании современного распространения и особенности находений ископаемых остатков представителей подсемейства *Percinae* считают, что оно палеарктического происхождения, лишь роды *Perca* и *Lucioperca* расселились в Северную Америку в послетретичное время через Берингию. Слабая дивергенция американского и восточно-сибирского окуней (*P. fluviatilis intermedius*) свидетельствует об их недавней изоляции. На Чукотке они, очевидно, вымерли в период трансгрессий, что подтверждается наличием их специфичного паразита — *Gyrodactylus cernuae*, перешедшего на молодь щуки.

Таким образом, два фактора: существование на краю ареала и мощные трансгрессии и регрессии океана в послетретичное время обусловили заметное обеднение паразитофауны щуки за счет специфичных и неспецифичных широко распространенных паразитов. В то же время бывшее богатство ихтиофауны Тихоокеанской провинции в недавнем геологическом прошлом и последующее вымирание ряда ее элементов в период мощных трансгрессий вызвали переход их специфичных паразитов на молодь щуки.

Единственный автохтонный вид Тихоокеанской провинции — черная рыба *Dallia pectoralis*, приспособившаяся к жизни в суровых условиях небольших водоемов, которые могут зимой промерзнуть, или в сфагновых болотах с плохой аэрацией, очевидно, потеряла многих паразитов. Жуков (1964) обнаружил у даллии 4 вида характерных только для нее паразитических простейших. Фауна эндопаразитических червей даллии в основном состоит из типичных лососевых паразитов (7 видов). Возможно, что *Trichodina dallii*, *Glossatella dallii*, *G. robusta* и *Plisthophora dallii* — эндемики Тихоокеанской провинции, однако эти группы паразитов в настоящее время настолько плохо разработаны в систематическом отношении и их распространение настолько слабо изучено, что целесообразнее их отнести к видам с невыясненным ареалом.

Паразитофауна двух других пресноводных видов — гольяна *Phoxinus phoxinus* и чукучана *Catostomus catostomus rostratus* до сих пор не изучена из-за трудности добычи необходимого материала. Однако Трофименок (1963) установил, что гельминтофауна гольяна состоит из 5 широко распространенных, неспецифичных для него видов. Линдберг (1955) предполагает, что гольян проник в реки Тихоокеанской провинции через верховья рек в послеледниковый период из Сибири. Принимая его предположение, можно полагать, что паразитофауна гольяна должна быть обеднена, и бедность гельминтофауны подтверждает справедливость этого предположения.

То же можно сказать о паразитофауне чукучана, сохранившегося на азиатском континенте только в верховьях р. Анадырь. Дарлингтон (1966) считает, что чукучановые возникли в юго-восточной Азии и распространились в Америку. В Азии они были вытеснены карповыми и вымерли за исключением одного древнего рода *Мухосупринус*. В Северной Америке в настоящее время обитает около 18 родов с 84 видами. Только род *Catostomus* представлен 20 видами. Один из них — *C. catostomus rostratus* вторично проник на азиатский континент. Если блестящая аргументация Дарлингтона в пользу такого расселения справедлива, то можно предположить чрезвычайно сильное обеднение паразитофауны чукучана, так как он находится на границе своего ареала. Кроме того, в таком случае в его паразитофауне должны быть либо в основном не-

специфичные паразиты, либо виды, специфичные американским чукуча-новым.

Особый интерес представляет исследование паразитофауны налима и сравнение ее с таковой налима из других рек северо-восточной Азии, так как это единственный представитель морского семейства тресковых, который проник в пресные воды и живет там довольно длительное время. Хотя налим и морского происхождения, он редко выходит за пределы пресных вод даже в эстуарии. Исключение из этого правила представляет тонкохвостый налим — *Lota lota leptura*, обитающий на крайнем северо-востоке Сибири и на Аляске. Благодаря этому его свойству можно было предположить, что он расселится через эстуарии по всей Тихоокеанской провинции. Однако это далеко не так. Он встречается на Чукотке и на беринговоморском побережье доходит до р. Пахачи. В реках, впадающих в залив Корфа, он не обнаружен, а из рек, впадающих в Охотское море, встречается только в р. Пенжине. В то же время *Lota lota* обитает в Амуре. То, что налим не встречается в других реках Охотского моря, почти полностью отрицает использование налимом эстуариев для расселения, так как трансгрессии не могли бы уничтожить в небольших реках форму, которая может обитать в эстуариях. Вероятно, налим проник через верховья в бассейны рек Пенжины и Амура. В этом случае в его паразитофауне не должно быть паразитов, присущих только рекам Пенжине и Амуре.

Исследование паразитофауны налима р. Пенжины и сравнение ее с таковой налима р. Амура подтверждает это предположение.

В паразитофауне налима этих рек нет присущих только ему специфичных паразитов. Единственный представитель фауны Синоиндийской области — *Paracanthocephalus tenuirostris*, найденный у налима р. Пенжины, — паразит с очень широким кругом хозяев. Он один из самых распространенных паразитов рыб Амура, а из крупных сибирских рек встретился только в бассейне р. Лены. Если проникновение его в эту реку через соединение ее верховьев с верховьями Амура не вызывает сомнения (Бауер, 1948; Берг, 1949; Гусев, 1955), то вопрос о путях проникновения в р. Пенжину более сложен. В бассейн этой реки он мог проникнуть двумя путями: либо из Амура через эстуарии вдоль западного побережья Охотского моря, либо по северу из бассейна р. Лены. Так как сведений о наличии этого паразита в других реках, впадающих в Охотское море, нет, то нам кажется более вероятным второе предположение. Не исключена возможность, что этот паразит будет встречен и в других реках, расположенных восточнее Лены (Яна, Колыма и др.) и еще не исследованных в паразитологическом отношении. Поскольку в паразитофауне налима р. Пенжины встречен ряд паразитов (*Sphaerospora cristata*, *Chloromyxum dubium*, *Caudomyxum nanum*, *Salmincola lotae*), которые отсутствуют на Амуре, можно считать, что налим р. Пенжины не связан в своем расселении с налимом Амура.

Паразитофауна тонкохвостого налима Тихоокеанской провинции имеет много общего с таковой налима из рек Сибири (Енисей, Лена). При этом заметных различий в паразитофауне обыкновенного налима (*Lota lota*) и тонкохвостого (*L. lota leptura*) найти не удалось. По-видимому, тонкохвостый налим сравнительно недавно изолирован от обыкновенного налима.

Сиги — пресноводные, солевыносливые рыбы, широко распространены по всей северной части Голарктики. Смит (Smith, 1957) считает, что род *Coregonus* произошел в Евразии, род *Stenodus* — в Азии, роды *Prosopium* и *Leucichthys* — в Северной Америке. В р. Пенжине нами исследована паразитофауна трех видов рода *Coregonus*: *C. lavaretus pidschian*, *C. nasus*, *C. cylindraceus*, причем последний вид очень близок к *Prosopium cylindraceum* — североамериканского происхождения (Smith, 1957). Востряк широко распространен на севере Восточной Азии, в то время как распространение чира на западе ограничивается бассейном р. Печоры, но он встречается во многих реках Северной Америки.

Сиги имеют обедненную пресноводную паразитофауну. Из сиговых паразитов у них встречен *Tetracotyle intermedia*, кроме того, у чира на жабрах обнаружен *Gyrodactylus lavaretus*, который описан Мальмбергом (Malmberg, 1956) с сигов группы «*lavaretus*». Отсутствие паразитов, специфичных отдельным видам сигов и преобладание у них малоспецифичных лососевых паразитов, по-видимому, свидетельствует о недавнем происхождении этой группы рыб.

Проходных рыб, богато представленных в Тихоокеанской провинции, можно разделить на две группы по их образу жизни. Одну группу составляют туводные — озерные и речные формы проходных рыб, вторую — типично проходные формы. У проходных форм паразитирует много морских паразитов, тогда как у туводных они отсутствуют. Так как проходные формы находятся длительное время в пресных водах, а часть пресноводных паразитов отмирает каждый раз при переходе рыб из пресной воды в соленую, их пресноводная паразитофауна несколько обеднена. Среди пресноводных паразитов у них не наблюдалось таких, которые не встречались бы у туводных рыб в данном пресноводном водоеме, т. е. в пресных водоемах проходные рыбы заражаются некоторыми из тех паразитов, которые составляют паразитофауну туводных рыб.

Сравнение паразитофауны туводных рыб (озерного и озерно-речного голец, кунджа и микижи) показало, что несмотря на различия в экологии в их паразитофауне почти нет качественных различий: она состоит из широко распространенных лососевых пресноводных паразитов. Пока обнаружен только один специфичный голецу паразит — *Gyrodactylus birmani*. Паразитофауна туводных форм представлена значительным числом видов (озерный голец — 27, озерно-речной — 23, кунджа — 21, микижа — 18). По-видимому, она сравнительно давно сформировалась и благодаря солевыносливости хозяев и многих паразитов сохранилась на протяжении длительного времени. Проходные рыбы в течение длительного времени заносят морских паразитов в пресные воды, и некоторые из них приспособились к жизни в пресных водах (*Contracaecum* sp.). В свою очередь вымершие на Камчатке сиги оставили ряд своих паразитов (*Choloromyxum coregoni*), которые перешли на голцов. Таким образом, паразитофауна туводных лососевых Камчатки богато представлена широко распространенными лососевыми паразитами, которые могли проникнуть на полуостров как через эстуарии, так и через пресноводные водоемы.

Как было сказано выше, ихтиофауна Тихоокеанской провинции чрезвычайно обеднена (Берг, 1949; Линдберг, 1955). По мнению Линдберга, основной причиной, вызвавшей обеднение фауны, было не столько материковое оледенение, которое слабо коснулось северо-восточной Сибири и Аляски, сколько колебания уровня океана, вызвавшие вымирание некогда богатой третичной фауны. В результате действия предпредпоследней и предпоследней трансгрессий, вызвавших затопление долин и низовьев рек, в послетретичное время произошло почти полное вымирание рыб, приуроченных к равнинным участкам рек. Из типично пресноводных сохранились только рыбы верховьев (хариус, голянь) и рыбы, сумевшие пережить там неблагоприятное время (щука). Это обеднение ихтиофауны не могло не сказаться на качественном составе паразитофауны, хотя часть паразитов вымерших рыб сохранилась на некоторых ныне живущих там видах. Следует добавить, что ряд рыб находится здесь на краю своего ареала, поэтому можно ожидать у них обеднение паразитофауны и по этой причине. Тем не менее при сравнении с паразитофауной соседних зоогеографических районов оно не всегда проявляется.

Всего нами у рыб Тихоокеанской провинции обнаружено 143 вида паразитов. К этому списку следует добавить виды, не найденные нами, но отмеченные другими авторами (Ахмеров, 1955; Маркевич, 1956; Жуков, 1963, 1964; Трофименко, 1963). Тогда общее число составит 161 вид паразитов. Такая цифра, казалось бы, свидетельствует против обеднения паразитофауны рыб Тихоокеанской провинции. Однако мы должны исключить из этого списка 20 видов, заражение которыми происходит в морях

и предустьевых пространствах. Далее, нельзя принимать во внимание также 4 пресноводных вида, завезенных на Камчатку вместе с акклиматизированным серебрянным карасем. Таким образом, число пресноводных видов паразитов рыб, которое мы можем указать для Тихоокеанской провинции, равно 137. Если сравнить эту цифру с числом видов, указываемых для рек Ледовитоморской провинции, то окажется, что Тихоокеанская провинция не уступает по числу видов Ледовитоморской, а по отношению к такой крупной реке, как Лена, даже несколько превосходит его.

Тем не менее эта картина несомненно не соответствует действительности. Следует принять во внимание, что последнее исследование Тихоокеанской провинции производилось примерно на 20 лет позже, чем исследование паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции. Разработка крупных систематических групп паразитов, в первую очередь моногенетических сосальщиков и простейших, и применение более усовершенствованной методики сбора и обработки материала в последнее время явилось причиной лучшей изученности паразитов рыб Тихоокеанской провинции. Если принимать во внимание только те группы паразитов, которые относительно хорошо были изучены и двадцать лет тому назад (дигенетические сосальщики, ленточные и круглые черви, скребни, пиявки и паразитические ракообразные), то обедненность Тихоокеанской провинции достаточно хорошо выражена (98 видов в Ледовитоморской и около 50 видов в Тихоокеанской). То же, очевидно, проявится в ближайшем будущем и в отношении других систематических групп паразитов. Таким образом, мы даже сейчас вправе говорить об определенной обедненности паразитофауны рыб Тихоокеанской провинции по сравнению с Ледовитоморской.

Тем не менее уже сейчас можно сказать, что паразитофауна рыб Тихоокеанской провинции не столь сильно обеднена, как это предполагал Ахмеров (1955), и что это обеднение не так заметно, как обеднение фауны их хозяев. Такое явление связано с двумя причинами. Во-первых, какое-то число видов паразитов смогло сохраниться даже после вымирания их хозяев. Примером этому может служить ряд паразитов, обнаруженных на молоди щуки. Другой причиной, благоприятствующей видовому разнообразию паразитов рыб Тихоокеанской провинции, следует считать наличие большого числа эвригалинных (в частности проходных) видов рыб. Очевидно, вследствие возможности выдерживать значительную соленость они смогли расселить многих пресноводных паразитов из одного водоема в другой, подчас на большие расстояния. Например, в Тихоокеанской провинции обнаружены пресноводные паразиты, которые встречаются на тихоокеанском побережье Северной Америки, вплоть до Калифорнии (*Myxidium gasterostei*, *Chloromyxum wardi* и др.). Наличие в пресноводных водоемах проходных рыб, а также небольшая протяженность рек, по-видимому, обусловили приживание в пресных водах некоторых морских паразитов. Таким путем, очевидно, стал пресноводным *Contracaecum* sp., а возможно и некоторые другие паразиты (*Leptotheca krogiusi* и т. д.), про которых трудно сказать — морского они или пресноводного происхождения.²

ВЫВОДЫ

Тихоокеанская провинция представляет собой переходную зону между Палеарктикой и Неарктикой. Переходный характер этой зоны сказывается и на соотношении паразитов, имеющих разный ареал. Всех пресноводных паразитов, известных для Тихоокеанской провинции, по характеру их ареала можно разделить на несколько групп. Большую часть этих видов составляют паразиты, имеющие палеарктическое (25.5%) и циркумпо-

² Роды, к которым они относятся (*Myxidium*, *Chloromyxum*, отчасти *Leptotheca*), состоят как из морских, так и пресноводных видов.

лярное (25.5%) распространение. К ним можно присоединить и голарктические виды, составляющие 4.3% от всей фауны паразитов. Всех их можно объединить в группу широко распространенных паразитов (55.3%). Небольшим числом представлены виды тихоокеанской группы (9.6%), к которой относятся паразиты, обитающие в северной части Тихого океана на азиатском и американском континентах. Их можно разделить на две подгруппы: южную и северную. Ареал паразитов южной подгруппы охватывает в основном северную Японию, Дальний Восток, юг и среднюю часть Камчатки в Азии и область от Калифорнии до Аляски в Северной Америке (*Myxidium gasterostei*, *Myxosoma dermatobia*, *Salvelinema salmonicola*, *Ergasilus auritus*). Северные тихоокеанские паразиты рыб распространены на Камчатке, Чукотке, Аляске и дальше на юг до Калифорнии (*Myxidium obscurum*, *Myxobolus krokhini*, *Chloromyxum wardi*, *Trichodina tumefaciens*, *Neoechinorhynchus cristatus*, глохийдии *Anodonta yukonensis* и *Salmincola falculata*). Один вид *Paracanthocephalus tenuirostris* (0.7%) — синоиндийского происхождения.

Число эндемичных видов Тихоокеанской провинции остается неясным, так как из-за плохой изученности некоторых систематических групп, часть паразитов, которых можно было бы считать эндемиками (*Trichodina dallii*, *Glossatella dallii* и т. д.), пришлось отнести к группе паразитов с невыясненным ареалом. В настоящее время только 4 вида, т. е. 3% (*Henneguya pungitii*, *Trichodina gasterostei*, *Contracaecum* sp. и *Acanthobdella liwanovi*) можно с полной уверенностью считать эндемиками Тихоокеанской провинции. Хотя их число не велико, тем не менее сам факт наличия представляет большой зоогеографический интерес, поскольку свидетельствует об определенной изоляции фауны Тихоокеанской провинции, имевшей место в процессе ее генезиса.

К сожалению, еще большую группу (31.4%) составляют паразиты с невыясненным ареалом. Сюда отнесены многие новые виды, паразиты тех групп, которые недостаточно изучены во многих районах Советского Союза и паразиты, которых по каким-либо причинам мы не смогли точно идентифицировать.

Таким образом, зоогеографический анализ показал, что паразитофауна рыб Тихоокеанской провинции заметно обеднена и по большей части представлена широко распространенными видами паразитов. Очевидно, оледенения и трансгрессии в послетретичное время обусловили почти полное вымирание некогда богатой пресноводной паразитофауны и формирование на ее месте сравнительно молодой, еще не самобытной фауны.

Л и т е р а т у р а

- А х м е р о в А. Х. 1955. Паразитофауна рыб реки Камчатки. Изв. ТИНРО, 49 : 99—137.
- Б а у е р О. Н. 1948. Паразиты рыб реки Лены. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озern. и речн. хоз., 27 : 157—175.
- Б а у е р О. Н. и Ш у л ь м а н С. С. 1948. К экологической классификации паразитов рыб. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озern. и речн. хоз., 27 : 239—243.
- Б е р г Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 3 : 937—1381.
- Г у с е в А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 19 : 171—398.
- Д а р л и н г т о н Ф. 1966. Зоогеография. Изд. «Прогресс». М. : 5—518.
- Ж у к о в Е. В. 1963. Паразитофауна рыб Чукотки. Сообщение II. Эндopазитические черви морских и пресноводных рыб. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 21 : 96—139.
- Ж у к о в Е. В. 1964. Паразитофауна рыб Чукотки. Сообщение III. Простейшие (Protozoa) морских и пресноводных рыб. Общие выводы. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 22 : 224—262.
- К о н о в а л о в С. М. 1967. Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины. Паразитол., 1 (6) : 539—546.
- Л и н д б е р г Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—334.
- М а р к е в и ч А. П. 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Изд. АН УССР. Киев : 1—259.

- Световидов А. Н. и Дорофеева Е. А. 1963. Систематические отношения, происхождение и история расселения европейско-азиатских и северо-американских окуней и судаков (роды *Perca*, *Lucioperca* и *Stizostedion*). *Вопр. ихтиол.*, 3, 4 (29) : 625—651.
- Титова С. Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Изд. Томск. унив. : 1—172.
- Трофименко В. Я. 1963. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки. *Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР*, 12 : 232—262.
- Цепкин Е. А. 1967. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР. *Научн. докл. Высш. шк., Биол. науки*, 8 : 29—32.
- Шульман С. С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. В кн.: *Основные проблемы паразитол. рыб. М.—Л.* : 184—231.
- Heitz F. A. 1918. *Salmo salar* Lin., seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süßwasser. *Arch. Hydrobiol.*, 12 (2—3) : 311—372, 485—561.
- Ergens R. 1959. Nálesy dalsich druhu Gyrodactylus Nordmann (Monogenoidea) CSR. *Ceskoslovenská parasitol.*, 6 : 73—85.
- Malmberg G. 1956. Om förekomsten av Gyrodactylus på svenska fiskar. Skrift. utg. Södra Sver. Fisk. Arsskr., 34 : 20—76.
- Smith S. H. 1957. Evolution and distribution of the coregonids. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 14 (4) : 599—604.
- Yasutake W. T. a. Wood E. M. 1957. Some Myxosporidia found in Pacific Northwestsalmonids. *J. Parasitol.*, 43 (6) : 633—642.
- Zitnan R. 1960. Gyrodactylus thymalli sp. nov. aus den Flossen der Äsche (*Thymallus thymallus* L.). *Helminthologia*, 2 : 266—269.

ZOOGEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE PARASITE FAUNA OF FISHES FROM THE PACIFIC PROVINCE

S. M. Kononov

S U M M A R Y

In the recent geological past the Pacific province was subjected both to transgressions and continental glaciations which affected the ichthyofauna of this region. Most of typical freshwater fishes became extinct and only some species survived. Due to this the parasite fauna of fishes from the Pacific province is poor in species. Therefore widely distributed species, which apparently were brought here with anadromous fishes, are dominant.